

Répartition des Lombriciens (Oligochaeta) dans la Basse Engadine, le Parc National et le Val Müstair (Grisons, Suisse) *

par

Gérard CUENDET **

Avec 4 figures

ABSTRACT

Earthworm distribution in Low Engadin, Swiss National Park and Val Müstair. — Earthworm distribution in the low valleys around the Swiss National Park was studied between the altitudes 1100 m and 2580 m, after noticing the absence of anecic and epianecic worms in alpin grasslands. Three types of distribution appeared:

- The most common lumbricids were *Lumbricus rubellus rubellus* and *Octolasion tyrtaeum lacteum*, which with *Dendrobaena octaedra*, *Dendrodrilus rubidus rubidus* and *Allolobophora rosea* were found in all kinds of biotopes.
- The distribution of *Eiseniella tetraedra tetraedra* and *O. t. tyrtaeum* was dependent on a high soil humidity and that of *All. handlirschi* on the presence of carbonated rocks; these 3 species were found almost exclusively in "natural" biotopes.
- The distribution of the other species was clearly associated with man, although some of them were found on edges of "natural" biotopes. These species were *L. terrestris*, *L. castaneus*, *Aporrectodea caliginosa tuberculata*, *Ap. c. meridionalis*, *Ap. c. caliginosa*, *Ap. longa longa*, *Eisenia fetida fetida*, *E. f. andrei* and *Dendrodrilus subrubicundus*.

A comparison with other studies about earthworm populations in the Alps is made.

* Etude soutenue par le Fonds national suisse de la recherche scientifique, projet 3.600-0.79.

** Institut du Génie de l'Environnement, EPFL — Ecublens, CH-1015 Lausanne, Suisse.

1. INTRODUCTION

Une étude des peuplements lombriciens du Munt La Schera dans le Parc national suisse (CUENDET 1984), ainsi que le début d'une série de prélèvements systématiques dans ce parc, ont mis en évidence la présence des vers de terre en quantité souvent importante dans ces sols alpins et subalpins, mais aussi, conjointement, une diversité relativement faible. Notamment, il est apparu que les lombriciens de grande taille, anéciques et épianéciques selon BOUCHÉ (1972, 1977), étaient absents de ces sols d'altitude.

Dès lors, il s'est avéré intéressant de chercher la limite de répartition des différents vers de terre dans les deux bassins versants, qui entourent le Parc national, et de comprendre les raisons, qui déterminent l'absence de certains lombriciens dans les sols alpins et subalpins étudiés. Ainsi, la présente étude apporte des éléments nouveaux à la connaissance des peuplements lombriciens dans les Alpes, qui, bien que des données aient été publiées depuis fort longtemps (ROSA 1887; RIBAU COURT 1896; BRETSCHER 1900), reste encore bien limitée (MARTINUCCI & SALA 1979; SEEWALD 1979; KÜBELBÖCK & MEYER 1981; CUENDET 1984).

2. MILIEUX ÉTUDIÉS

L'aire géographique couverte par cette étude comprend:

- le Parc national suisse et ses proches alentours,
- la partie inférieure de l'Engadine (basse vallée de l'Inn, bassin du Danube, en aval de Zernez,
- le Val Müstair (bassin de l'Adige).

Les lieux, où ont été effectués des prélèvements de vers de terre, s'échelonnent entre 1100 m et 2580 m d'altitude.

Le climat général est de type continental, comme dans la plupart des grandes vallées internes des Alpes: faibles précipitations et écarts de température importants. Les précipitations annuelles moyennes sont à Scuol (altitude 1250 m, Basse Engadine) de l'ordre de 700 mm, à Santa Maria (1410 m, Val Müstair) de 750 mm et à Buffalora (1970 m), à la limite Est du Parc national, de 980 mm. De façon générale, août et juillet sont, dans l'ordre d'importance, les deux mois recevant le plus de précipitations.

Géologiquement, cette région appartient aux Alpes orientales et comprend schématiquement trois formations: en aval de Guarda en Basse Engadine, des roches penniques, souvent schisteuses, de nature calcaire à silicatée; en amont de Guarda, jusqu'à la limite du Parc national et dans la partie basse du Val Müstair, des roches cristallines formant le socle des nappes de Silvretta et S-charl et appartenant principalement à la famille des gneiss; dans le Parc national et à l'Est de celui-ci, des roches sédimentaires des nappes précitées, en grande partie dolomitiques et calcaires, avec quelques faibles intercalations gréseuses (dans la partie supérieure du Val Müstair, ces grès quartzitiques présentent cependant une extension importante). Les moraines provenant de ces roches carbonatées sont présentes dans le fond des deux vallées, ce qui explique en partie le caractère peu ou pas acide des sols étudiés (tableau 1).

Les différents milieux, où ont été effectués les prélèvements de vers de terre, peuvent se classer dans deux catégories: d'une part, des milieux "naturels", peu ou pas perturbés par les activités humaines, d'autre part, des milieux appartenant aux agroécosystèmes et donc plus ou moins fortement transformés par les pratiques agricoles.

Dans la première catégorie, trois types de milieux ont été distingués :

- les forêts subalpines de conifères (FC), essentiellement de *Larix decidua* Miller, *Picea abies* (L.) H. Karsten, *Pinus mugo* Turra et *Pinus cembra* L.;
 - les forêts subalpines riveraines (FA), essentiellement d'*Alnus incana* (L.) Moench;
 - les milieux naturels avec une végétation herbacée (PN), comprenant :
 - les pelouses alpines et subalpines non fauchées, ni fertilisées par l'homme, mais pâturées par la faune sauvage et, dans certains endroits, par le bétail; ces pelouses s'apparentent aux *Caricetum firmae*, *Seslerio-Caricetum sempervirentis*, *Curvuletum* et *Nardetum alpigenum* décrits par GALLAND (1982);
 - les lisières non fauchées, où l'on note, par exemple, la présence de plantes pionnières comme *Epilobium angustifolium* L. et *Rubus idaeus* L. ou de plantes des sous-bois, telles que *Calamagrostis villosa* (Chaix) J. F. Gmelin et *Carex humilis* Leysser;
 - dans les zones humides, les parties non colonisées par les arbres, où l'on rencontre principalement *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Aconitum napellus* L., *Equisetum palustre* L., *Carex alba* Scop., *Aegopodium podagraria* L. et *Viola biflora* L.
- Les milieux nettement influencés par les pratiques agricoles peuvent se diviser en trois types :

- les prairies permanentes fauchées (PF), recevant une fumure et s'apparentant plus ou moins au *Trisetetum flavescens* décrit par CAMPBELL & TREPP (1968);
- les champs cultivés et prairies temporaires (CH), dont les sols sont labourés et semés plus ou moins régulièrement et qui reçoivent généralement une fumure importante;
- les jardins et sols très humifères (JA), situés dans ou proche des villages.

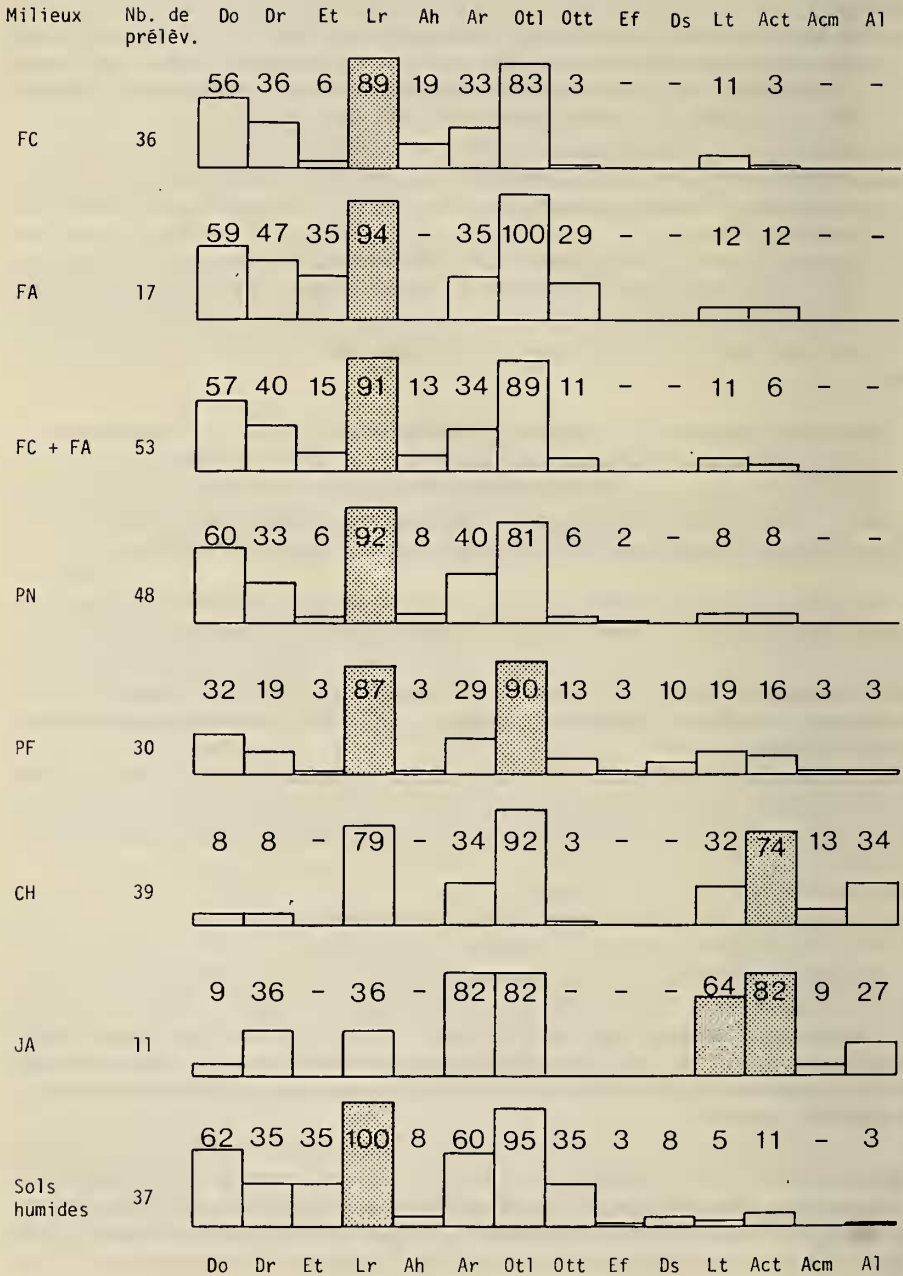
Par ailleurs, dans les différents types de milieux naturels et parmi les prairies permanentes fauchées (PF), il a été possible de distinguer un certain nombre de milieux, caractérisés par la présence d'un sol humide en permanence, offrant à certains vers de terre durant les périodes sèches des mois d'été, des conditions favorables d'existence (dans la majorité des cas, ces sols étaient hydromorphes, c'est-à-dire caractérisés par des conditions réductrices).

Une série de mesures du pH de l'horizon A₁ ou A_h a été effectuée, à l'aide d'un pH-mètre Metrohm E 604, sur échantillons de sol frais en solution H₂O. L'étude des autres caractéristiques pédologiques n'a pu être envisagée, du moins dans un premier temps.

3. PRÉLÈVEMENTS DES LOMBRICIENS

Les prélèvements des lombriciens ont été réalisés, d'une part, à l'aide d'une bêche et en triant manuellement le sol, d'autre part, selon la méthode de RAW (1959), en utilisant une solution de formaldéhyde à 0,1%. Ils ont été effectués d'une façon intensive durant les mois d'août et septembre 1983, après quelques recherches préliminaires réalisées les mois précédents (les prélèvements, dans des circonstances où certaines espèces pouvaient être en léthargie ont été évités).

D'une façon générale, il n'a pas été réalisé d'échantillonnage quantitatif des peuplements étudiés (excepté en altitude, CUENDET 1984 et travaux en cours). Cependant, dans la mesure du possible, il a été observé quelle espèce apparemment dominait en densité (dans certains cas, où il était difficile de distinguer laquelle de deux espèces fortement représentées était dominante, cette caractéristique a été notée pour les deux espèces).



4. RÉSULTATS

4.1. COMPOSITION SPÉCIFIQUE DES PEUPELEMENTS LOMBRICIENS

Cette étude est basée sur 184 prélèvements, comprenant 10 prélèvements significatifs, sélectionnés parmi les nombreux déjà effectués dans le Parc national et la région de Buffalora. Les lombriciens observés appartiennent à 17 espèces et sous-espèces (la systématique utilisée est celle de BOUCHÉ 1972 et 1976, modifiée partiellement en fonction d'EASTON 1983). Huit d'entre elles ont été observées dans les milieux naturels, ainsi que, à l'exception de deux espèces, dans les sols agricoles; les neuf autres sont apparues nettement liées aux sols agricoles ou, du moins, aux activités humaines.

Des collections de référence ont été déposées au Musée du Parc national à Coire et au Muséum d'histoire naturelle de Genève.

Dendrobaena octaedra (Savigny, 1826), espèce épigée, a été observée dans le Parc national jusqu'à des altitudes supérieures à 2500 m. Sa constance est élevée dans les milieux naturels et les sols humides (figure 1), alors qu'elle est apparue peu présente dans les sols agricoles. Exceptés de rares cas observés en forêt, ce n'est pas une espèce dominante. Connue comme acidiphile et acidotolérante (BOUCHÉ 1972; NORDSTRÖM & RUNDGREN 1974), sa présence a été notée dans des sols dont le pH variait de 4,2 à 8,2, avec une moyenne de 6,3 (tableau 1).

Dendrodrilus rubidus rubidus (Savigny, 1826), espèce épigée, observée dans le Parc national jusqu'à 2300 m d'altitude, est, de façon générale, apparue moins présente que *D. octaedra*. Comme celle-ci, elle a montré une constance faible dans les sols agricoles, exception faite des jardins. A part trois cas dans PN, elle n'est pas apparue comme dominante. Acidiphile et acidotolérante (BOUCHÉ 1972; NORDSTRÖM & RUNDGREN 1974), elle a montré une légère préférence pour les sols acides.

Eiseniella tetraedra tetraedra (Savigny, 1826), espèce épigée, observée dans le Parc national jusqu'à une altitude de 2040 m, est apparue comme strictement confinée aux sols humides et, par là-même, n'a pratiquement pas été observée dans les sols agricoles. Espèce neutrophile selon BOUCHÉ (1972), sa présence a été notée dans des sols dont le pH variait de 5,2 à 6,8.

FIG. 1.

Constances et dominances des espèces lombriciennes dans les différents milieux exprimées en pourcentage du nombre de prélèvements considérés.

En grisé: espèces dominantes (dans plus de 33% des cas).

Acm	<i>Aporrectodea caliginosa meridionalis</i>	Ds	<i>Dendrodrilus subrubicundus</i>
Act	<i>Aporrectodea caliginosa tuberculata</i>	Ef	<i>Eisenia fetida</i>
Ah	<i>Allolobophora handlirschi</i>	Et	<i>Eiseniella tetraedra tetraedra</i>
Al	<i>Aporrectodea longa longa</i>	Lr	<i>Lumbricus rubellus rubellus</i>
Ar	<i>Allolobophora rosea</i>	Lt	<i>Lumbricus terrestris</i>
Do	<i>Dendrobaena octaedra</i>	Otl	<i>Octolasion tyrtaeum lacteum</i>
Dr	<i>Dendrodrilus rubidus rubidus</i>	Ott	<i>Octolasion tyrtaeum tyrtaeum</i>

Nb. de prélèv. Nombre de prélèvements
Autres abréviations: voir texte

Lumbricus rubellus rubellus Hoffmeister, 1843, espèce épigée à légère tendance anécique, observée dans le Parc national jusqu'à des altitudes supérieures à 2500 m et présente dans tous les types de milieux, est l'une des deux espèces montrant les constances les plus élevées, excepté dans les jardins. De plus, dans les milieux naturels, elle est généralement apparue comme l'espèce dominante: 67% des prélèvements effectués dans FR, 86% dans FA, 72% dans PN, 88% dans les sols humides et 56% dans l'ensemble des prélèvements. Acidophile et acidotolérante (BOUCHÉ 1972; NORDSTRÖM & RUNDGREN 1974), elle a été observée dans des sols dont le pH variait de 4,2 à 8,2, avec une moyenne de 6,5.

Allolobophora handlirschi (Rosa, 1897), espèce épiendogée, a été observée jusqu'à une altitude de 2580 m dans le Parc national, où elle est relativement fréquente, alors qu'elle semble rare en Basse Engadine (7 observations seulement) et que sa présence n'a pas été notée dans le Val Müstair. Son caractère calcicole (SEEWALD 1979) peut expliquer cette répartition restreinte, car les roches silicatées dominent dans les parties basses de ces deux vallées, où, cependant, les moraines peuvent apporter des éléments calcaires. Ainsi, cette espèce est apparue comme confinée pratiquement aux milieux naturels et à des sols aux pH relativement élevés, avec une moyenne de 6,8.

TABLEAU 1.

Valeurs du pH des sols, en fonction des 12 espèces les plus importantes

	nombre de mesures	pH	écart type	valeurs extrêmes
<u>D. octaedra</u>	29	6,3	1,0	4,2 - 8,2
<u>D. r. rubidus</u>	15	6,1	0,9	4,2 - 7,3
<u>E. t. tetraedra</u>	8	5,9	0,6	5,2 - 6,8
<u>L. r. rubellus</u>	57	6,5	1,0	4,2 - 8,2
<u>A. handlirschi</u>	6	6,8	1,1	5,7 - 8,2
<u>A. rosea</u>	29	6,4	0,8	5,0 - 7,9
<u>O. t. lacteum</u>	57	6,6	0,9	4,5 - 8,2
<u>O. t. tyrtaeum</u>	8	6,3	0,8	5,5 - 7,4
<u>L. terrestris</u>	17	6,5	0,8	5,3 - 7,9
<u>A. c. tuberculata</u>	22	6,9	0,9	5,3 - 7,9
<u>A. c. meridionalis</u>	4	6,3	1,1	5,3 - 7,9
<u>A. l. longa</u>	6	7,5	0,4	6,9 - 7,9

Allolobophora rosea (Savigny, 1826), espèce épiendogée, observée au Parc national jusqu'à une altitude de 2040 m, est présente dans tous les types de milieux, avec une constance élevée dans les jardins et les sols humides. Exceptés quelques cas isolés, elle n'est pas apparue comme espèce dominante. Les pH observés confirment son caractère de neutrophile et d'acidotolérante signalé par BOUCHÉ (1972) et NORDSTRÖM & RUNDGREN (1974).

Octolasion tyrtaeum lacteum Oerley, 1885, espèce épiendogée, observée dans le Parc national jusqu'à des altitudes supérieures à 2500 m, est, avec *L. r. rubellus*, une des deux espèces montrant les constances les plus élevées dans tous les milieux et est apparue comme dominante dans 37% des prélèvements effectués dans PF, 29% dans les deux types de forêts, 25% dans PN, 22% dans CH et 25% dans l'ensemble des prélèvements. Connue comme neutrophile et non acidotolérante (BOUCHÉ 1972; NORDSTRÖM & RUNDGREN 1974), elle a pourtant été observée dans des sols dont le pH variait de 4,5 à 8,2, avec une moyenne de 6,6.

Octolasion tyrtaeum tyrtaeum (Savigny, 1826), est une sous-espèce qui se distingue de la précédente par son écologie (épiendogée, présente quasi uniquement dans les sols hydromorphes), sa légère pigmentation dorsale brune des segments antérieurs au clitellum et la présence de chaetophores en papilles au 22^e segment (présentée dans BOUCHÉ 1972 sous la dénomination d'*Octolasion lacteum gracile* Oerley, 1885; pour la dénomination utilisée ici, voir BOUCHÉ 1976). Elle n'a pas pour l'instant été observée dans le Parc national et est apparue dans les sols hydromorphes du Val Müstair (altitude maximale 1710 m) de façon plus constante qu'en Basse Engadine (altitude maximale 1810 m), où elle n'a été observée qu'en aval de Lavin. Les pH mesurés confirment son caractère de neutrophile et de relative-ment acidotolérante signalé par BOUCHÉ (1972).

Eisenia fetida fetida (Savigny, 1826), espèce épigée des milieux riches en matières organiques en décomposition, n'a été observée que hors du Parc national, en Basse Engadine (altitude maximale 1610 m) dans plusieurs accumulations de fumier et en bordure d'une prairie permanente fauchée, où vraisemblablement une pareille accumulation avait dû être stockée auparavant. L'autre sous-espèce, **Eisenia fetida andrei** Bouché, 1972, n'a été observée qu'une seule fois, dans une prairie non fauchée près d'anciennes accumulations de bois et déchets de même nature, à proximité d'une scierie désaffectée (altitude 1560 m).

Dendrodrilus subrubicundus (Eisen, 1874), espèce épigée des sols humides, n'a aussi été observée que hors du Parc national, en Basse Engadine (altitude maximale 1610 m) dans plusieurs accumulations de fumier et dans des sols humides de prairies permanentes fauchées près de Guarda.

Lumbricus castaneus (Savigny, 1826), espèce épigée, n'a été observée qu'une seule fois, dans un jardin de Basse Engadine (Susch, altitude 1425 m).

Lumbricus terrestris Linné, 1758, espèce épianécique, n'a été observée que hors du Parc national, principalement dans des sols agricoles (altitude maximale 1920 m, dans le Val Müstair), avec une forte constance dans les jardins, où elle dominait le peuplement dans 40% des cas. Les mesures de pH ont confirmé son caractère de neutrophile signalé par BOUCHÉ (1972) et NORDSTRÖM & RUNDGREN (1974).

Aporrectodea caliginosa tuberculata (Eisen, 1875), sous-espèce endogée, très probablement à tendance anécique, n'a été observée que hors du Parc national, principalement dans des sols agricoles (altitude maximale 1690 m), avec une constance élevée dans CH et les jardins, où elle dominait le peuplement respectivement dans 42% et 40% des cas. Présentée par BOUCHÉ (1972) comme acidiphile (bien qu'avec un pH moyen de 5,9), cette sous-espèce est apparue dans la région étudiée comme neutrophile.

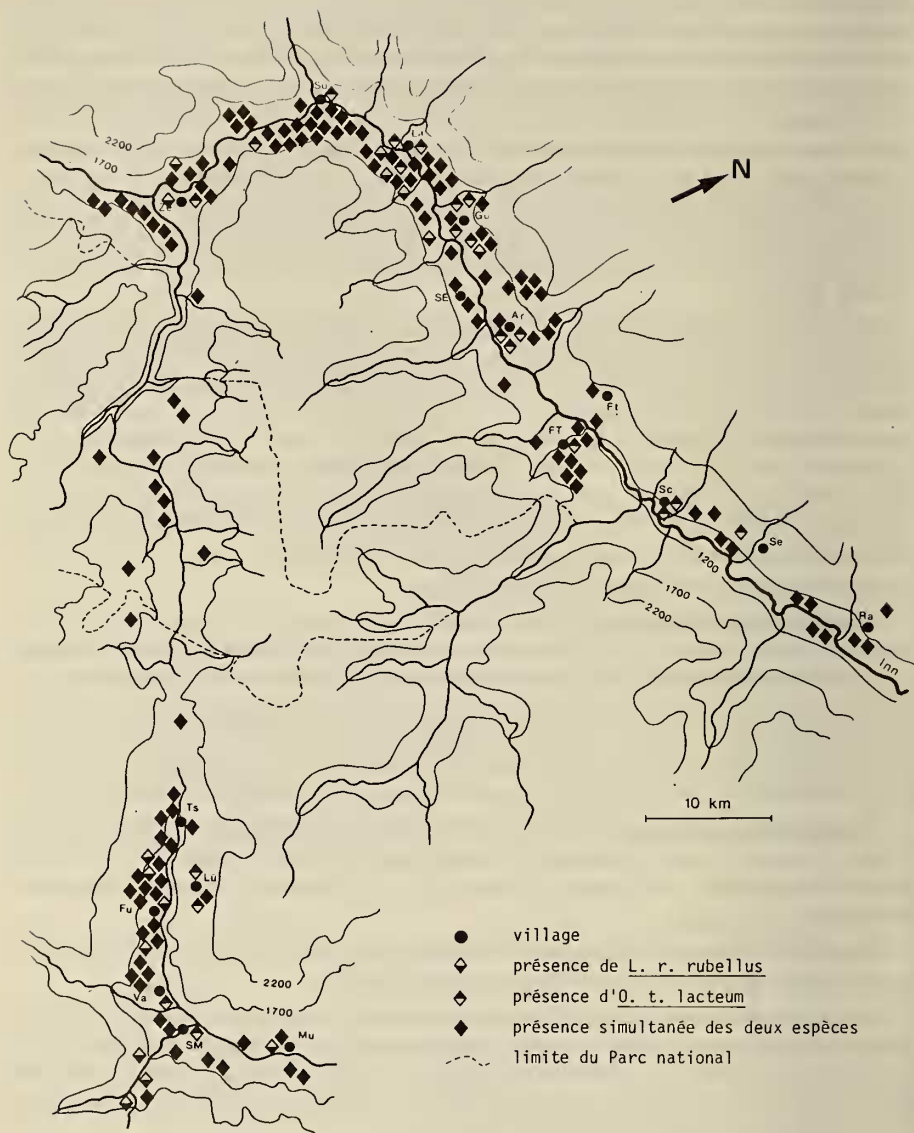


FIG. 2.

Carte des répartitions de *L. r. rubellus* et d'*O. t. lacteum*

Ar: Ardez; FT: Funtana-Tarasp; Ft: Ftan; Fu: Fuldera; Gu: Guarda; La: Lavin; Lü: Lü;
 Mü: Müstair; Ra: Ramosch; Sc: Scuol; SE: Sur En (Ardez); Se: Sent; SM: Santa Maria; Su: Susch;
 Ts: Tschierv; Va: Valchava; Ze: Zernez.

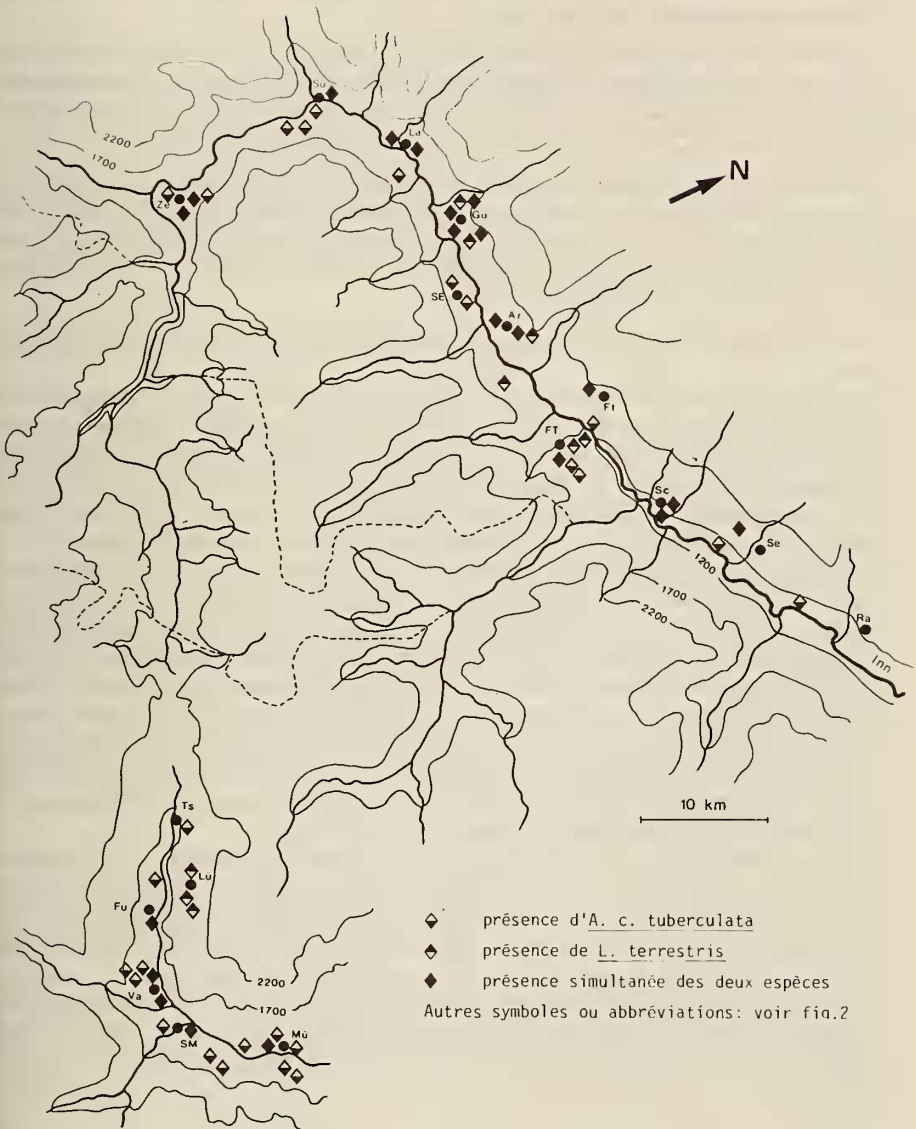


FIG. 3.

Carte des répartitions des deux plus importantes espèces anthropophiles.

Aporrectodea caliginosa meridionalis (Bouché, 1972), sous-espèce anécique (se différenciant de la précédente par sa pigmentation brune et la position de ses chaetophores en papilles), n'a été observée que hors du Parc national uniquement dans des sols agricoles (altitude maximale 1850 m). Les quelques mesures de pH effectuées confirment son caractère de neutrophile signalé par BOUCHÉ (1972).

Aporrectodea caliginosa caliginosa (Savigny, 1826), sous-espèce endogée (de taille inférieure aux deux précédentes, apigmentée comme la première et ayant les chaetophores en papilles comme la seconde), n'a été observée que dans deux sols agricoles de Basse Engadine (Zerne, altitude 1460 m et Sur En, territoire d'Ardez, altitude 1470 m).

Aporrectodea longa longa (Ude, 1885), espèce anécique, n'a été observée que hors du Parc national, uniquement dans des sols agricoles (altitude maximale 1690 m), avec la constance la plus élevée dans CH, où elle dominait le peuplement dans 14% des cas. Alors que BOUCHÉ (1972) a pu la caractériser de neutrophile, elle n'est apparue, dans la région étudiée, que dans des sols légèrement alcalins.

Ce qui précède, ainsi que les figures 1 à 4, mettent clairement en évidence les points suivants:

- Un groupe d'espèces, où dominant *L. r. rubellus* et *O. t. lacteum* et comprenant aussi *D. octaedra*, *D. r. rubidus* et *A. rosea*, est présent sur l'ensemble de la région étudiée et est capable de coloniser tous les types de milieux, naturels ou sous l'influence des activités humaines (avec une réserve pour *D. octaedra* et *D. r. rubidus*, auxquels ne conviennent manifestement pas les sols agricoles labourés plus ou moins régulièrement et ne recevant pas de fumure de matières organiques importante comme les jardins).
- Trois espèces, *E. t. tetraedra*, *O. t. tyrtaeum* et *A. handlirschi*, sont liées à des conditions écologiques particulières, qui expliquent en partie, du moins pour les deux premières, leur quasi absence dans les milieux agricoles. Une humidité permanente du sol est nécessaire pour *E. t. tetraedra* et *O. t. tyrtaeum*, dont la présence dans PF et CH n'a été notée que dans des bordures humides de ces milieux. Le caractère calcicole d'*A. handlirschi* peut expliquer sa relative abondance dans le Parc national, où les roches carbonatées prédominent, et sa rareté en Basse Engadine et son absence dans le Val Müstair, où ces mêmes roches sont plus rares ou absentes. Il est intéressant de signaler que ZICSI (1968) a aussi observé l'absence de cette espèce dans les sols agricoles en Hongrie, où elle semble être confinée dans les forêts.
- Les autres 9 espèces et sous-espèces sont liées aux milieux transformés par les pratiques agricoles et n'ont pas été observées dans les milieux naturels, si ce n'est en bordure de ceux-ci ou près d'un cours d'eau provenant de zones cultivées. D'une façon générale, leur constance est plus élevée dans les sols agricoles proches des agglomérations que dans ceux qui en sont éloignés. Deux de ces espèces, *A. c. tuberculata* et *L. terrestris*, forment une part importante des peuplements lombriciens des sols cultivés, où elles représentent souvent les espèces dominantes; par ailleurs, elles sont les seules espèces anthropophiles, qui paraissent capables de coloniser les bordures de certains milieux naturels.

4.2. COLONISATION DE MILIEUX NATURELS PAR LES ESPÈCES ANTHROPOPHILES

Plusieurs cas de présence de *L. terrestris* ou *A. c. tuberculata* en milieu naturel ont été observés. Il est intéressant de les présenter, pour comprendre certaines raisons expliquant la répartition de ces espèces anthropophiles.

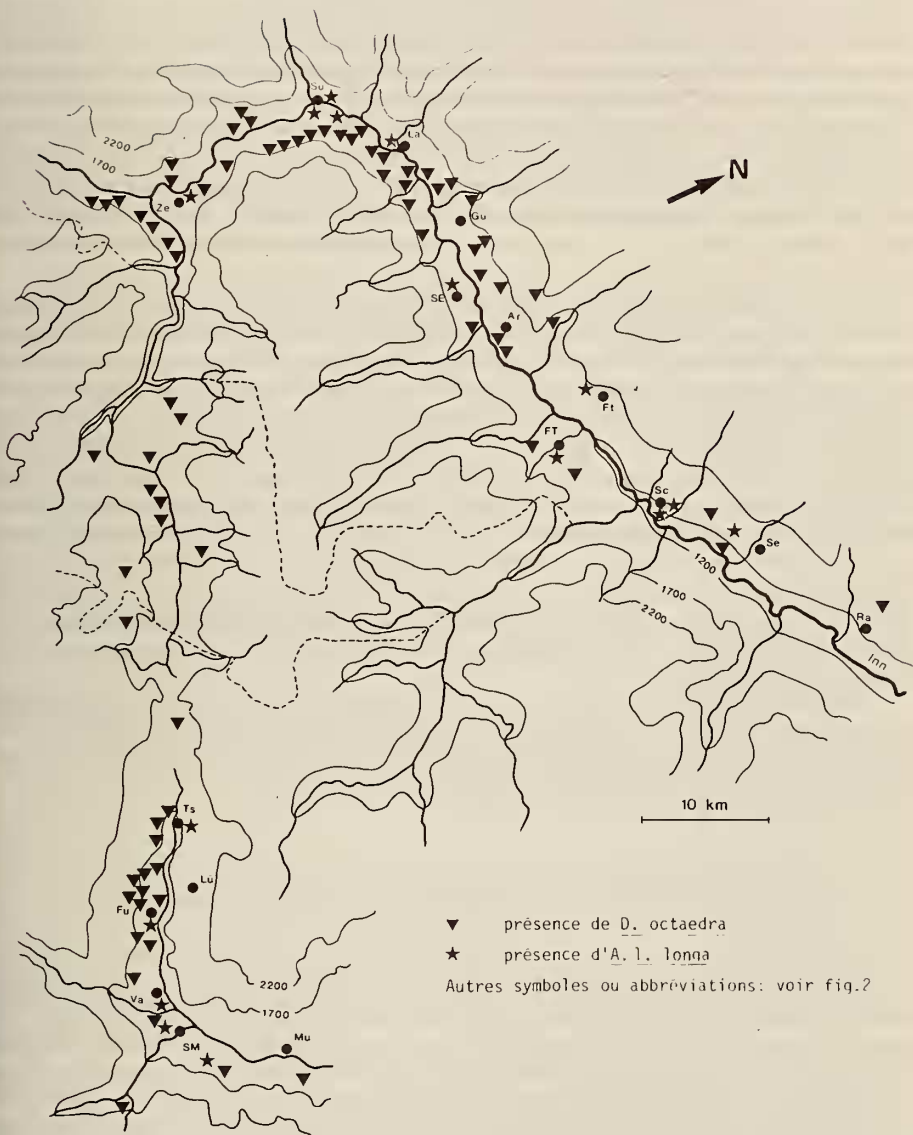


FIG. 4.

Carte des répartitions de *D. octaedra* et d'*A. l. longa*.

Au bord du torrent nommé La Clozza, 600 m à l'Ouest de Guarda, se trouve une ancienne scierie, mue avec l'énergie du cours d'eau et désaffectée depuis 1960 environ. La pente en dessus du chemin menant à ce bâtiment, est occupée par une forêt peu dense de *Larix decidua*, où le tapis herbacé non fauché est important. Six prélèvements à proximité de la scierie et dans cette pente ont permis d'observer que les sols de la partie inférieure de la forêt étaient colonisés par des peuplements lombriciens, où *L. terrestris* dominait, en présence constante d'*A. rosea* et d'*O. t. lacteum* et non constante et faible d'*A. c. tuberculata*, de *L. r. rubellus* et d'*E. f. andrei*, alors que dans la partie supérieure, où les sols étaient apparemment de même nature (pH variant de 6,2 à 6,6 sur l'ensemble des prélèvements), *L. terrestris*, *A. c. tuberculata* et *E. f. andrei* étaient absents et *L. r. rubellus* dominait un peuplement composé par ailleurs de *D. octaedra*, *A. rosea* et *O. t. lacteum*. Ce cas de présence d'espèces anthropophiles loin des cultures et des prairies fauchées, semble s'expliquer par le stockage, en bordure de la forêt, de troncs et bois coupés, ainsi que le dépôt de déchets (écorce, sciure), qui a pu favoriser l'établissement des vers de terre amenés avec les apports à la scierie.

Au Nord de Funtana-Tarasop, les eaux provenant de ce village coulent au fond d'un vallon occupé par une forêt de *Picea abies* essentiellement. Dans la partie supérieure du vallon, une petite surface d'*Acer platanoides* L., bordant le torrent, est colonisée par un peuplement lombricien, où une très forte présence de *L. terrestris* a été observée, ainsi que celle, plus faible, d'*O. t. lacteum* (pH 6,3). Plus bas, sous des accumulations de bois morts (pH 5,7), *L. terrestris*, *L. r. rubellus*, *O. t. lacteum* et *A. handlirschi* ont été observés. Plus bas encore, dans le même type de sol, la présence de la première de ces espèces n'a pu être détectée. Cet autre cas de présence de *L. terrestris* en milieu naturel loin des sols agricoles, peut s'expliquer par le transport d'individus juvéniles et de cocons de cette espèce, par le torrent provenant du village et des zones cultivées en amont. Des prélèvements, ainsi que des observations de la surface du sol (pour déceler les turricules), effectués dans la forêt bordant le torrent d'un vallon proche et parallèle, ne traversant pas de telles zones, y ont montré l'absence de cette espèce, dans des conditions climatiques et pédologiques pourtant apparemment similaires.

Dans un autre cas, *L. terrestris* a été observé dans le sol d'un boisement d'*Alnus incana* essentiellement, alors qu'*A. c. tuberculata* l'a aussi été dans deux milieux de même nature, ainsi que dans une prairie pâturée et dans une prairie humide non fauchée. Tous ces cas peuvent s'expliquer par la proximité immédiate de sols cultivés.

5. AUTRES DONNÉES SUR LES PEUPELEMENTS LOMBRICIENS DANS LES ALPES

A la fin du siècle passé déjà, la présence des vers de terre en altitude dans les Alpes avait suscité des recherches et publications, qui, malheureusement, restent souvent très vagues, comme celle de BRETSCHER (1900). Il est cependant intéressant de citer certaines de ces données, ainsi que les plus récentes, pour situer les résultats de la présente étude dans le contexte des connaissances déjà acquises sur les lombriciens «alpins».

Dans une revue des connaissances de l'époque sur l'altitude qu'atteignent dans les Alpes (apparemment italiennes) les différentes espèces de vers de terre, ROSA (1887) donne comme valeur maximale pour *D. octaedra* et *L. terrestris*, 2200 m, pour *D. rubidus*, *E. tetraedra*, *A. rosea* et *O. t. lacteum*, 1900 m, pour *L. rubellus*, 1600 m et *A. caliginosa*, 1100 m.

Les données fragmentaires de DE RIBACOURT (1896) laissent supposer que, dans les Alpes occidentales de la Suisse, la composition spécifique des peuplements lombriciens est partiellement différente de celle observée en Basse Engadine et Val Müstair. Cependant, il signale *L. rubellus* comme espèce courante dans les Alpes, à des altitudes élevées (à Blümlisalp, une observation à 3200 m!). *D. octaedra* atteindrait, selon lui, des altitudes similaires. Par ailleurs, *O. t. lacteum* est présenté comme abondant jusqu'à des altitudes de 2000 m et *L. terrestris* est signalé à 2000 m à Morgins (Valais), bien que DE RIBACOURT ajoute: «sur les hauteurs, il est rare d'en trouver». Les données sur *A. caliginosa*, présenté comme espèce répandue un peu partout, restent très vagues, alors qu'*A. longa*, peu fréquent, n'a pas été observé dans les Alpes bernoises. Cette publication confirme donc l'importance de *L. rubellus*, *D. octaedra* et dans une moindre mesure d'*O. t. lacteum* dans les peuplements lombriciens d'altitude. D'autre part, elle signale, tout comme celle de ROSA (1887), la possibilité de trouver *L. terrestris* en altitude.

Plus récemment, plusieurs publications autrichiennes ont apporté des données plus précises. Ainsi, dans une étude faunistique d'une région des Alpes tyroliennes au Sud-Est d'Innsbruck, comprise entre 1700 m et plus de 3000 m d'altitude, sur substrats silicatés aussi bien que calcaires, CHRISTANDL-PESKOLLER & JANETSCHKE (1976) ont observé 6 espèces de vers de terre, dans l'ordre d'importance (le mode de prélèvement a apparemment favorisé les épigés): *D. octaedra*, présent jusqu'à 2970 m d'altitude, *D. rubidus*, jusqu'à 2700 m, *L. rubellus*, jusqu'à 2670 m. *Octodrilus argoviensis* (Bretscher, 1899), jusqu'à 2550 m, *O. t. lacteum*, jusqu'à 2400 m et *A. handlirschi* dans un unique endroit, à 2250 m. Si l'on excepte la présence d'*O. argoviensis*, la composition des peuplements lombriciens de cette région semble proche de celle observée dans le Parc national suisse en altitude.

Toujours dans le Tirol, mais à une cinquantaine de kilomètres seulement de la Basse Engadine, l'étude de KÜBELBÖCK & MEYER (1981) a mis en évidence, sur substrat silicaté, des peuplements lombriciens relativement pauvres, absents à 2600 m d'altitude, composés à 2250 m de très faibles quantités de *D. octaedra*, *L. rubellus* et *O. t. lacteum*, à 2100 m et 1960 m, des mêmes espèces et de *D. rubidus* en quantités plus importantes.

Plus à l'Est, SEEWALD (1979) a étudié la répartition des vers de terre dans le «Land» de Salzburg, à des altitudes variant d'environ 400 m à 2340 m. Il ressort de ses observations que, dans les milieux montagnards à alpins, *L. rubellus* est le lombricien le plus commun, alors que d'une façon générale, *O. t. lacteum* et *A. rosea* sont les deux autres espèces importantes, observées jusqu'à 1900 m et 1800 m d'altitude. *D. octaedra* et *D. rubidus* sont aussi des espèces courantes jusqu'à cette dernière altitude. *A. caliginosa* (mais quelle sous-espèce?) est signalé comme bien répandu en basse altitude et n'a pas été observé à plus de 1450 m. *L. terrestris* ne l'a été pratiquement que dans des sols cultivés inférieurs à 500 m, alors qu'*A. longa* n'est signalé qu'à un unique endroit, dans une forêt caducifoliée de plaine. La présence d'*A. handlirschi* est apparue liée à celle des sols calcaires et n'a pas été observée dans des sols cultivés.

Le travail de MARTINUCCI & SALA (1979), dont une partie concerne des peuplements lombriciens de forêt des Dolomites italiennes, a montré, quant à lui, qu'à des altitudes variant de 1000 m à 1860 m, *L. rubellus* et *O. t. lacteum* étaient les espèces les plus communément observées, en présence principalement de *D. octaedra*, *D. rubidus* et *A. rosea*. Par contre, les grandes espèces à tendance anécique, ne sont pas apparues dans les prélèvements effectués dans cette région.

Enfin, dans une étude quantitative des peuplements lombriciens du Munt La Schera au Parc national suisse, CUENDET (1984) a mis en évidence la dominance d'*O. t. lacteum*

et *L. r. rubellus* dans ces peuplements, composés par ailleurs de *D. octaedra* et accessoirement d'*A. handlirschi* et *D. rubidus*.

Dans l'ensemble, ces cinq dernières publications suggèrent que dans les Alpes orientales, les peuplements lombriciens des étapes alpin et subalpin présentent tous les mêmes caractéristiques fondamentales, à savoir :

- la présence constante et dominante de *L. rubellus* (très probablement toujours de *L. r. rubellus*) et *O. t. lacteum*;
- celle, constante aussi, de *D. octaedra*, qui paraît montrer une grande aptitude à coloniser les sols les plus élevés;
- la présence moins constante de *D. rubidus*, *A. handlirschi* et *A. rosea*;
- l'absence des grandes espèces à tendance anécique.

6. DISCUSSION

Dans la région englobant la Basse Engadine, le Parc national et le Val Müstair, la présente étude des peuplements lombriciens montre donc qu'il existe trois types de répartition des différentes espèces de vers de terre. Le premier concerne *L. r. rubellus*, *O. t. lacteum*, *D. octaedra*, *D. r. rubidus* et *A. rosea*, présentes dans les milieux de toutes natures et formant l'essentiel des peuplements lombriciens des sols alpins et subalpins dans les Alpes orientales. Le second concerne les deux espèces liées aux sols humides, *E. t. tetraedra* et *O. t. tyrtaeum* et l'espèce calcicole *A. handlirschi*, dont les répartitions sont restreintes, car dépendantes de conditions pédologiques particulières. Enfin, le troisième type concerne toutes les autres espèces observées, apparaissant comme anthropophiles dans le contexte de la région étudiée, à savoir *L. terrestris*, *A. c. tuberculata*, *A. c. meridionalis*, *A. c. caliginosa* et *A. l. longa*, présentes essentiellement dans les sols agricoles proches des agglomérations, *E. fetida* et *D. subrubicunda*, liées aux accumulations de matières organiques comme le fumier, *L. castaneus*, observée une fois seulement dans un jardin.

La dépendance de certains vers de terre par rapport aux activités humaines est un phénomène, qui a déjà été mis en évidence par BENGTON *et al* (1975) en Islande, dans un contexte qui n'est pas sans rappeler celui des Alpes, et dans une moindre mesure, par NORDSTRÖM & RUNDGREN (1973) en Suède. Le caractère anthropophile de *L. terrestris* a aussi été signalé, à l'Est du massif alpin, par SEEWALD (1979) et ZICSI (1983). Par ailleurs, la capacité à coloniser naturellement la plupart des milieux, transformés ou non par l'homme, est une caractéristique bien connue de plusieurs espèces, parmi lesquelles *L. rubellus* et *D. octaedra*, mais aussi *A. caliginosa*, sont souvent citées (DUNGER 1969; BENGTON *et al* 1975; EIJSACKERS 1983). Le comportement de cette dernière espèce (pour laquelle il est délicat de faire des comparaisons, vu la diversité spécifique ou sub-spécifique qui se cache derrière cette dénomination) semble donc, partiellement du moins, être différent dans la région alpine étudiée.

Parmi les trois types de répartition, les deux premiers paraissant naturels, c'est-à-dire antérieurs à la présence, dans ces vallées alpines, de l'homme en tant que défricheur et agriculteur. Le troisième paraît dépendre étroitement des activités humaines. Ce constat établi, il est intéressant, premièrement, de voir par quel biais les vers de terre de cette troisième catégorie sont liés à l'action de l'homme, deuxièmement, de chercher à comprendre pourquoi ces mêmes vers de terre sont apparemment incapables de coloniser les milieux naturels, exception faite de leurs bordures.

Il est permis d'imaginer que la colonisation de cette région alpine par les lombriciens s'est déroulée de la façon suivante. Après le retrait des glaciers, voici plus de 10 000 ans, les vers de terre des deux premières catégories ont colonisé les basses vallées, puis les étages supérieurs, pour certaines espèces, en précédant, pour d'autres, en suivant l'installation des forêts. Plusieurs milliers d'années plus tard, l'homme a commencé à avoir un impact sensible sur la région, en défrichant la forêt et en cultivant certains des sols ainsi dégagés, dont la profondeur et la pente offraient les conditions les plus favorables. Cette action de l'homme sur les milieux naturels, bien qu'ayant débuté avant l'ère chrétienne, s'est surtout développée durant le Moyen Age et a eu pour conséquence le labour de surfaces plus étendues que celles actuellement cultivées, la culture primant à cette époque sur l'élevage (MORARD 1982). Parallèlement à cette mise en exploitation des meilleurs sols, l'homme a amené involontairement des vers de terre, dont les cocons et les individus juvéniles ou matures se sont trouvés transportés avec les racines des plantes importées, comme ce fut le cas plus récemment en Amérique du Nord (SCHWERT 1980). A une échelle peut-être moins étendue, le transport de légumes racines, celui de bois d'œuvre ou de chauffage, ainsi que les déplacements du bétail, ont pu aussi permettre ces apports. Ce dernier mode de transport est mentionné, dans le contexte de la Nouvelle-Zélande, par LEE (1958), qui suggère que les cocons de vers de terre peuvent être déplacés, pris dans les sabots des moutons notamment. A une échelle encore plus locale, le transport de fumier ou de compost a dû aussi jouer un rôle.

Ces vers de terre, parmi lesquels certains appartenaient à des espèces nouvelles pour la région, se sont établis avec plus ou moins de succès dans les sols agricoles nouvellement aménagés, qui se différençaient des autres, non défrichés, par le labour auquel ils étaient soumis, leur plus grande profondeur, la fumure organique plus ou moins abondante qu'ils recevaient et les conditions d'humidité particulières que pouvait créer la pratique de l'irrigation. Le labour faisant disparaître la litière, a réduit la présence des espèces épigées, telles que *D. octaedra*. La plus grande profondeur du sol était due au choix que l'homme avait effectué, en cultivant les terrains les plus fertiles et les plus proches des habitations. La grande hétérogénéité de la répartition géographique des espèces anthropophiles fait penser que ces espèces n'étaient initialement pas présentes dans ces sols profonds (l'exemple de *L. terrestris* est significatif, voir figure 3: bien que présent à 1920 m à Lü, il est absent de nombreux sols agricoles pourtant proches des agglomérations et dont certains sont occupés par des anéciques, comme à Tschier et Susch). L'irrigation, effectuée initialement à l'aide d'un réseau de petits canaux (les bisses) dérivant l'eau des torrents, a dû avoir sur ces espèces anthropophiles une influence d'abord indirecte, en favorisant la production végétale et en augmentant ainsi la nourriture disponible. D'autre part, en maintenant de façon permanente un horizon humide en profondeur, elle a pu favoriser l'établissement de *L. terrestris*, qui, comme le remarque BOUCHÉ (1983), est une espèce exigeant une telle condition pédologique, car elle n'effectue pas de diapause durant l'été. Secondairement, les cours d'eau, naturels ou artificiels, ont pu jouer un rôle dans le transport de ces vers de terre en aval des sols déjà colonisés, comme le suggèrent l'exemple de *L. terrestris* dans la forêt en dessous de Funtana-Taras, ainsi que les recherches de SCHWERT & DANCE (1979).

Les raisons de l'incapacité des espèces anthropophiles à coloniser les milieux naturels, ainsi qu'une grande part des prairies fauchées, doivent être multiples. Le climat, caractérisé par de faibles précipitations et d'importantes variations de température, peut présenter des conditions extrêmes, qui renforcent l'importance des pratiques agricoles pour la survie de ces espèces (exemple de l'horizon humide nécessaire à *L. terrestris*). Par ailleurs, le gel prolongé et fréquent des sols peu profonds, doit limiter fortement leur répartition en altitude.

Comme cela pouvait être prévisible, les altitudes maximales observées correspondent à des sols agricoles bien exposés sur des pentes Sud (*A. c. meridionalis*, observé à 1850 m, à côté des bâtiments d'un alpage en dessus d'Ardez; *L. terrestris*, à 1920 m, tout autour du petit village de Lü).

L'utilisation très extensive des pelouses alpines et subalpines par le bétail n'a pas modifié profondément le fonctionnement de ces écosystèmes, où les déjections des animaux domestiques n'ont fait que remplacer celles de la faune sauvage, et ainsi, n'a pas dû créer des conditions nouvelles, favorables aux espèces anthropophiles. Par contre, le défrichement des forêts dans les parties les plus fertiles des vallées, la mise en culture relativement intensive des sols autour des villages, l'établissement d'un flux de matières des zones forestières ou agricoles éloignées vers les agglomérations et leur périphérie (récoltes de foin, de bois pour le chauffage ou la construction, utilisation de la litière forestière comme fertilisant, déjections du bétail tenu en écurie la nuit, après avoir pâTURÉ les prairies permanentes, etc) ont dû provoquer autour des villages un progressif enrichissement en éléments biogènes des sols, qui étaient déjà initialement parmi les plus fertiles, et parallèlement, un appauvrissement des plus éloignés (pour des raisons de transport faciles à comprendre, la restitution au sol des déchets organiques ou minéraux a été et est toujours plus intense près des agglomérations que dans les zones éloignées). Alors que cet enrichissement en éléments biogènes devait permettre, directement ou indirectement, l'établissement de peuplements de vers de terre anthropophiles, l'appauvrissement concomitant des sols éloignés, défrichés ou non, a dû limiter l'extension de ces peuplements loin des villages.

RÉSUMÉ

Suite à des recherches ayant montré la présence des lombriciens en quantités parfois importantes dans des pelouses alpines du Parc national, mais aussi l'absence de vers de terre anéciques et épianéciques dans ces sols, la répartition des différentes espèces lombriciennes a été étudiée dans la Basse Engadine, le Val Müstair et le Parc national, entre des altitudes de 1100 m et 2580 m.

Les espèces et sous-espèces observées sont au nombre de 17 et l'analyse de 184 prélèvements fait apparaître trois types de répartition:

- Un groupe d'espèces, où *Lumbricus rubellus rubellus* et *Octolasion tyrtaeum lacteum* dominant parmi *Dendrobaena octaedra*, *Dendrodrilus rubidus rubidus* et *Allolobophora rosea*, est présent sur l'ensemble de la région étudiée et est capable de coloniser tous les types de milieux.
- Trois espèces présentent une répartition restreinte, liée pour *Eiseniella tetraedra tetraedra* et *O. t. tyrtaeum* à l'humidité du sol et pour *All. handlirschi* à la présence de roches carbonatées.
- Les autres espèces n'ont pas été observées dans les milieux «naturels», si ce n'est en bordure de ceux-ci, et apparaissent liées aux milieux transformés par les pratiques agricoles; ce sont *Aporrectodea caliginosa tuberculata* et *L. terrestris*, qui forment une part importante des peuplements des sols cultivés, et *Ap. longa longa*, *Ap. c. meridionalis*, *Ap. c. caliginosa*, *Eisenia fetida fetida*, *E. f. andrei*, *Dendrodrilus subrubicundus* et *L. castaneus*.

Il est suggéré que l'homme, lors de transport de plantes et par le biais des activités agricoles, a introduit ces espèces anthropophiles, qui n'ont trouvé de milieux adéquats que dans les terrains cultivés, souvent proches des agglomérations et résultant du défrichement des

sols initialement les plus profonds et fertiles. Le constant apport dans ces sols d'éléments biogènes provenant en partie des milieux éloignés des villages, pourrait expliquer leur répartition restreinte, ainsi que leur incapacité à coloniser les milieux «naturels», trop pauvres ou appauvris.

Une comparaison est faite avec d'autres études de peuplements lombriciens alpins.

ZUSAMMENFASSUNG

Untersuchungen haben gezeigt, dass in den alpinen Rasen des Nationalparks Regenwürmer oft in grossen Mengen vorkommen, dass aber die „anekische“ und „epianekische“ Regenwürmer (BOUCHÉ 1977) in diesen Böden fehlen. In der Folge wurde die Verteilung der verschiedenen Wurmart im Unterengadin, im Münstertal und im Nationalpark, in der Höhenlage zwischen 1100 m und 2580 m studiert.

Man hat 17 Arten und Unterarten beobachtet. Die Analyse von 184 Probenahmen zeigt drei Verteilungstypen:

- Eine Gruppe von Arten, in welcher *Lumbricus rubellus rubellus* und *Octolasion tyrtaeum lacteum* vorherrschen unter *Dendrobaena octaedra*, *Dendrodrilus rubidus rubidus* und *Allolobophora rosea*, kommt in der ganzen untersuchten Region vor und ist fähig alle Biotope zu besiedeln.
- Drei Arten kommen beschränkt vor: *Eiseniella tetraedra tetraedra* und *O. t. tyrtaeum* sind an die Bodenfeuchtigkeit und *All. handlirschi* an das Vorhandensein von karbonathaltigem Gestein gebunden.
- Die andern Arten wurden in „natürlichen“ Biotopen nicht oder nur im Randbereich beobachtet. Sie kommen in Biotope vor, die durch die landwirtschaftliche Tätigkeit transformiert wurden. Es sind *Aporrectodea caliginosa tuberculata* und *L. terrestris* welche einen Grossteil der Population in kultivierten Böden ausmachen und weiter *Ap. longa longa*, *Ap. c. meridionalis*, *Ap. c. caliginosa*, *Eisenia fetida fetida*, *E. f. andrei*, *Dendrodrilus subrubicundus* und *L. castaneus*.

Vermutlich hat der Mensch durch den Transport von Pflanzen und durch die landwirtschaftliche Tätigkeit diese anthropophilen Arten eingeführt. Diese haben ein adequates Biotop nur in den kultivierten Böden gefunden, welche oft nahe bei Siedlungen vorkommen und aus der Urbarmachung der ursprünglich tiefsten und fruchtbarsten Böden entstanden sind. Der dauernde Eintrag von biogenen Elementen in diese Böden, der teilweise aus den entfernten Biotopen der Dörfer stammt, könnte ihr beschränktes Vorkommen erklären und ebenso ihre Unfähigkeit, zu arme oder verarmte natürliche Biotope zu besiedeln.

Ein Vergleich mit andern Studien über Populationen alpiner Regenwürmer wird gemacht.

REMERCIEMENTS

L'auteur tient à remercier le Professeur W. Matthey et le Fonds national suisse de la recherche scientifique pour leur aide fort précieuse. Il remercie également le Dr R. Schloeth, directeur du Parc national, pour sa compréhension et le Dr M. B. Bouché pour son aide amicale dans la rédaction de cet article.

BIBLIOGRAPHIE

- BENGTSON, S.-A., A. NILSSON, S. NORDSTRÖM & S. RUNDGREN. 1975. Habitat selection of lumbricids in Iceland. *Oikos* 26: 253-263.
- BOUCHÉ, M. B. 1972. Lombriciens de France. Ecologie et systématique. Ed. INRA, *Annls zool.-écol. anim.*, numéro spécial, 72-2: 1-671.
- 1976. Contribution à la stabilisation de la nomenclature des Lumbricidae, Oligochaeta I. Synonymies et homonymies d'espèces du bassin parisien. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 354: 81-87.
- 1977. Stratégies lombriciennes. Soil organisms as components of ecosystems. *Ecol. Bull. (Stockolm)* 25: 122-132.
- 1983. Bioclimatologie méditerranéenne: les modalités d'adaptation des lombriciens à la sécheresse. *Document photocopié CEPE/CNRS*. 1-9.
- BRETSCHER, K. 1900. Ueber die Verbreitungsverhältnisse der Lumbriciden in der Schweiz. *Biol. Zentralblatt (Leipzig)* 20: 703-717.
- CAMPBELL, E. & W. TREPP. 1968. Vegetationskarte des schweizerischen Nationalparks. *Ergebn. wiss. Unters. Schweiz. Natn Parks* 58: 1-42.
- CHRISTANDL—PESKOLLER, H. & H. JANETSCHKEK. 1976. Zur Faunistik und Zoozönotik der südlichen Zillertaler Hochalpen. *Alpin-Biol. Studien Univ. Innsbruck* 7: 1-134.
- CUENDET, G. 1984. Les peuplements lombriciens des pelouses alpines du Munt La Schera (Parc national suisse). *Revue suisse Zool.* 91: 217-228.
- DUNGER, W. 1969. Fragen der natürlichen und experimentellen Besiedlung kulturfeindlicher Böden durch Lumbriciden. *Pedobiologia* 9: 146-151.
- EASTON, E. G. 1983. A guide to the valid names of Lumbricidae (Oligochaeta). In SATCHELL, J. E. (ed.) "Earthworm ecology from Darwin to vermiculture". *Chapman and Hall*. 475-487.
- EIJSACKERS, H. J. P. 1983. Development of earthworm populations in abandoned arable fields under grazing management. In SATCHELL, J. E. (ed.) "Earthworm ecology from Darwin to vermiculture". *Chapman and Hall*. 241-246.
- GALLAND, P. 1982. Etude de la végétation des pelouses alpines au Parc national suisse. *Thèse de doctorat, Univ. Neuchâtel*: 1-177.
- KÜBELBÖCK, G. & E. MEYER. 1981. Ökologische Untersuchungen an Wirbellosen des zentralalpiner Hochgebirges (Obergurgl, Tirol) VI. Abundanz und Biomasse der Oligochaeta (Lumbricidae, Enchytraeidae). *Alpin-Biol. Studien Univ. Innsbruck* 15: 1-52.
- LEE, K. E. 1958. Biological studies of some tussock-grassland soils X. Earthworms. *N. Z. J. agric. Res.* 1: 998-1002.
- MARTINUCCI, G. & G. SALA. 1979. Lumbricids and soil types in prealpine and alpine woods. *Boll. Zool.* 46: 279-297.
- MORARD, N. 1982. L'heure de la puissance. In *Nouvelle Histoire de la Suisse et des Suisses*. Payot Lausanne. Tome 1: 199-332.
- NORDSTRÖM, S. & S. RUNDGREN. 1973. Associations of lumbricids in southern Sweden. *Pedobiologia* 13: 301-326.
- 1974. Environmental factors and lumbricid associations in southern Sweden. *Pedobiologia* 14: 1-27.
- RAW, F. 1959. Estimating earthworm populations using formalin. *Nature (London)* 184: 1661-1662.
- RIBAUCOURT, E. de. 1896. Etude sur la faune lombricide de la Suisse. *Revue suisse Zool.* 4: 1-110.
- ROSA, D. 1887. La distribution verticale dei lombrichi sulle Alpi. *Boll. Musei Zool. Anat. comparata R. Univ. Torino* (2) 31.

- SCHWERT, D. P. 1980. Active and passive dispersal of lumbricid earthworms. *In* Soil biology as related to land use practices. *Proc. 7th Int. Soil Zool. Coll., EPA Washington D. C.*, 182-189.
- SCHWERT, D. P. & K. W. DANCE. 1979. Earthworm cocoons as a drift component in a southern Ontario stream. *Can. Fed Nat.* 93: 180-183.
- SEEWALD, F. 1979. Die Regenwürmer (Lumbricidae) des Landes Salzburg. *Alpin-Biol. Studien Univ. Innsbruck* 12: 1-59.
- ZICSI, A. 1968. Ein zusammenfassendes Verbreitungsbild der Regenwürmer auf Grund der Boden- und Vegetationsverhältnisse Ungarns. *Opusc. zool. Bpest* 8: 99-164.
- ZICSI, A. 1983. Earthworm ecology in deciduous forests in central and southeast Europe. *In* SATCHELL, J. E. (ed.) "Earthworm ecology from Darwin to vermiculture". *Chapman and Hall*. 171-178.